ARTICULATA 2020 35: 27–36 BIOLOGIE

Lichtmikroskopische Studien der akzessorischen Drüsen bei Männchen der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* Walker 1869 (Insecta, Orthoptera)

Robert Sturm

Abstract

The accessory glands in the genital tract of male crickets produce those building materials serving as basic substances for the spermatophore. These organs being essential for the process of reproduction were studied both under the light microscope and the transmitting light microscope by using thin sections. The accessory glands of the black field cricket occupy about 15 to 20% of the entire abdominal volume and are composed of a multitude of tubuli, which release their secretion into a central ductal structure (ductus ejaculatorius) and vary in length between 1 and 5 mm. In thin sections, single tubular units are characterized by constant structuring, whereby serous and mucous gland cells can be distinguished. The epithelium of the tubuli is commonly composed of single or multiple cell layers and is demarcated from the surrounding hemolymph by a basal lamina. The glands of matured males are partly distinguished by extremely high activity enabling them to produce several sperm capsules within a single day.

Zusammenfassung

Die akzessorischen Drüsen im Genitaltrakt männlicher Grillen produzieren jene als Baustoffe für die Spermatophore dienenden Substanzen. Diese für den Reproduktionsvorgang essenziellen Organe wurden sowohl unter dem Auflichtmikroskop als auch anhand von Dünnschnitten unter dem Durchlichtmikroskop studiert. Die akzessorischen Drüsen der australischen Feldgrille nehmen etwa 15 bis 20% des gesamten abdominalen Volumens ein und setzen sich aus einer Vielzahl an Tubuli zusammen, die ihr Sekret in eine zentrale Gangstruktur (Ductus ejaculatorius) entleeren und in Bezug auf ihre Länge zwischen 1 und 5 mm variieren. Im Schnittbild zeichnen sich die einzelnen tubulären Einheiten durch eine konstante Strukturierung aus, wobei seröse und muköse Drüseneinheiten voneinander unterschieden werden können. Das Epithel der Tubuli ist in der Regel ein- oder mehrschichtig konzipiert und wird nach außen hin durch eine Basallamina abgegrenzt. Die Drüsen sind bei herangereiften Männchen durch zum Teil äußerst hohe Aktivität charakterisiert und vermögen innerhalb eines Tages mehrere Spermienkapseln zu produzieren.

Einleitung

Der Reproduktionstrakt von Orthopteren setzt sich aus einer Vielzahl an Organen und Strukturen zusammen, unter denen die akzessorischen Drüsen eine bedeutende Rolle spielen (WEBER & WEIDNER 1974, UVAROV 1977, CHAPMAN 1998, STURM 2000, 2002a, 2002b, STURM & POHLHAMMER 2000). Bei weiblichen Tieren sind diese Organe in der Regel beiderseits der Genitalkammer positioniert und produzieren in ihren zahllosen tubulären Einheiten ein lipophiles Sekret, welches insbesondere dem erleichterten Transport der Eier durch den Ovipositor dienen soll (STURM 1999, 2000, 2002a, 2002b, STURM & POHLHAMMER 2000). Die akzessorischen Drüsen von männlichen Geradflüglern verfügen über eine wesentlich komplexere Funktion als ihre weiblichen Entsprechungen, da sie durch Sekretion seröser und muköser Substanzen für die Erzeugung der Spermatophore verantwortlich zeichnen (CHAPMAN 1998, STURM 2011a, 2014). Dieses aus rundem Spermatozoenbehälter (Ampulla), schlauchartigem Gebilde und Ankerplatte bestehende Objekt wird für die Übertragung der Keimzellen an das Weibchen im Zuge des Paarungsprozesses benötigt.

Wenn man sich den Aufbau von Genitaltrakt und Geschlechtsorganen bei den zu den Orthopteren zählenden Grillen etwas näher vor Augen führen möchte, muss man zunächst feststellen, dass die für die Fortpflanzung relevanten Organe sowohl bei den Männchen als auch bei den Weibchen in der hinteren Hälfte des Abdomens angesiedelt sind und sich mit verschiedenen Komponenten des Verdauungstraktes den Platz teilen (Abb. 1). Bei männlichen Tieren wird die Anatomie einerseits von den paarigen, aus zahlreichen Follikeln zusammengesetzten Hoden (Testes) und andererseits von den multitubulären akzessorischen Drüsen bestimmt, welche beide ihre Erzeugnisse in den Ductus ejaculatorius entleeren. Der kaudalste Bereich des Reproduktionstraktes enthält die Gussformen für die verschiedenen Komponenten der Spermatophore, die ventralen Loben für die temporärere Konservierung des Spermatozoenbehälters und den äußerst komplex strukturierten Penis (Phallus und Aedeagus) für die Übertragung des Gefäßes an das Weibchen (CHAPMAN 1998, STURM 2003a, 2003b, 2006, 2008, 2011a, 2011b, 2012, 2013, 2014).

Die männlichen akzessorischen Drüsen wurden bislang bereits für etliche Grillenarten relativ ausführlich dokumentiert, wobei in diesem Zusammenhang die an der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* Walker 1869 (STURM 2003a, 2003b, 2006) sowie die an der nordamerikanischen Steppengrille *Gryllus assimilis* Fabricius 1753 (MANN 1984, STURM 2014) durchgeführten Untersuchungen besonders hervorzuheben sind. Die vorliegende Studie legt ihr Hauptaugenmerk vermehrt auf die Morphologie und Morphometrie der Drüse und ihrer einzelnen tubulären Bestandteile und versucht zudem die Frage nach einzelnen strukturellen Komponenten des Organs zu klären.

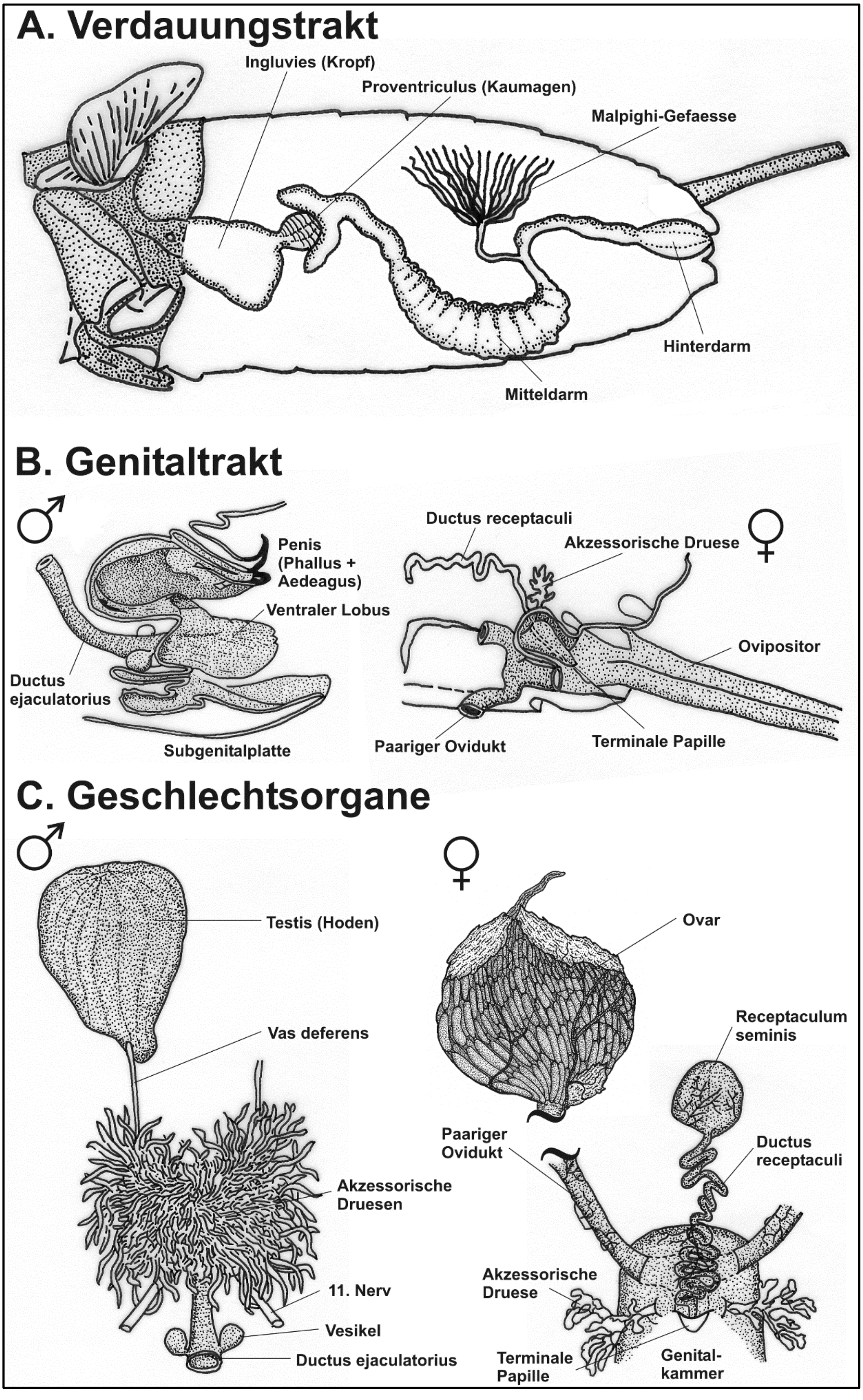


Abb. 1: Zeichnungen zur Illustration wichtiger Bestandteile des Abdomens männlicher und weiblicher Grillen: (A) Verdauungstrakt, (B) Genitaltrakt, (C) Geschlechtsorgane.

Material und Methoden

Zucht und Haltung von *Teleogryllus commodus*

Die lediglich in Naturräumen der südlichen Hemisphäre auftretende australische Feldgrille wurde in einer speziellen Klimakammer an der Universität Salzburg unter Anwendung von Standardbedingungen (Temperatur: 25 °C, Luftfeuchtigkeit: 60%, Photoperiode: 12 h) gezüchtet und gehalten (STURM 2000, 2002a, 2002b, 2008, STURM & POHLHAMMER 2000). Männliche Tiere wurden nach Absolvierung der Adulthäutung von den Nymphenboxen in Glasgefäße mit einem Volumen von 5 l transferiert, welche mit als Unterschlupf dienenden Papierknäueln und Eikartons bestückt waren. Als Nahrung wurde den Grillen frischer Salat, Standarddiät für Labortiere (Altromin 1222) sowie Wasser, welches in Form befeuchteter Wattepads zur Verfügung stand, angeboten. Die Insekten wurden bis zum Erreichen der Geschlechtsreife in den Glasgefäßen gehalten und in weiterer Folge für entsprechende anatomische Studien herangezogen.

Präparation und Mikroskopie der männlichen akzessorischen Drüsen

Die Untersuchung der in Männchen von *Teleogryllus commodus* anzutreffenden akzessorischen Strukturen erfolgte auf zweierlei Art und Weise. Im ersten Fall wurden ausgewählte Tiere zunächst im Kohlendioxidstrom anästhesiert und danach dekapitiert und in 70%-igem Alkohol fixiert. Nach einer Fixierungszeit von einigen Tagen wurden unter Zuhilfenahme einer Rasierklinge mediane Längsschnitte durch Thorax und Abdomen angefertigt und unter dem Stereomikroskop fotografisch dokumentiert. Im zweiten Fall wurden die in Alkohol fixierten Tiere weiteren Fixierungs- und Dehydrierungsprozessen unterzogen und abschließend in Epoxidharz eingebettet. Diese Prozedur stellte die Grundlage für die Herstellung histologischer Längsschnitte dar, welche auf Glasobjektträger transferiert und zur besseren Darstellung einzelner Strukturen gefärbt wurden. Die Schnitte wurden abschließend mit einer Schicht aus Kanadabalsam (n = 1,53) versehen und eingedeckelt (STURM 2003a, 2003b, 2011). Die fotografische Untersuchung der Schnitte erfolgte an einem mit Digitalkamera ausgestatteten Durchlichtmikroskop (Reichert Polyvar).

Ergebnisse

Resultate der auflichtmikroskopischen Untersuchung

Durch die Auflichtmikroskopie erlangt man insbesondere Kenntnisse zur äußeren Gestalt und Größe der akzessorischen Drüsen in Männchen der australischen Feldgrille (Abb. 2). Ein medianer Längsschnitt durch das Abdomen eines ausgewählten Tieres zeigt sehr deutlich, dass die interessierenden Organe zwischen Hoden und Genitalkammer positioniert sind und im fixierten Zustand eine nieren- beziehungsweise bohnenartige Gestalt annehmen. Die Drüsen erreichen eine durchschnittliche dorsoventrale Ausdehnung von 3,5 mm und fügen sich zwischen den Verdauungsorganen in Lagen aus Fettgewebe ein. Insgesamt nehmen sie innerhalb des Hinterkörpers ein Volumen zwischen 15 und 20% ein und stehen mit der im Bereich der Genitalkammer befindlichen Gussform über den Ductus ejaculatorius in Verbindung. Einzelne tubuläre Elemente erreichen Längen zwischen 1 und 5 mm (Abb. 2B). Wie der entsprechenden Abbildung zu entnehmen ist, wird

eine bereits produzierte Spermatophore von den ventralen Loben umhüllt, was Flüssigkeitsverlust durch Austrocknung vermeidet. Die Spitze des Spermatophorenschlauchs mitsamt Ankervorrichtung ist zur komplikationslosen Übertragung an das Weibchen bereits in den Penis "eingefädelt".

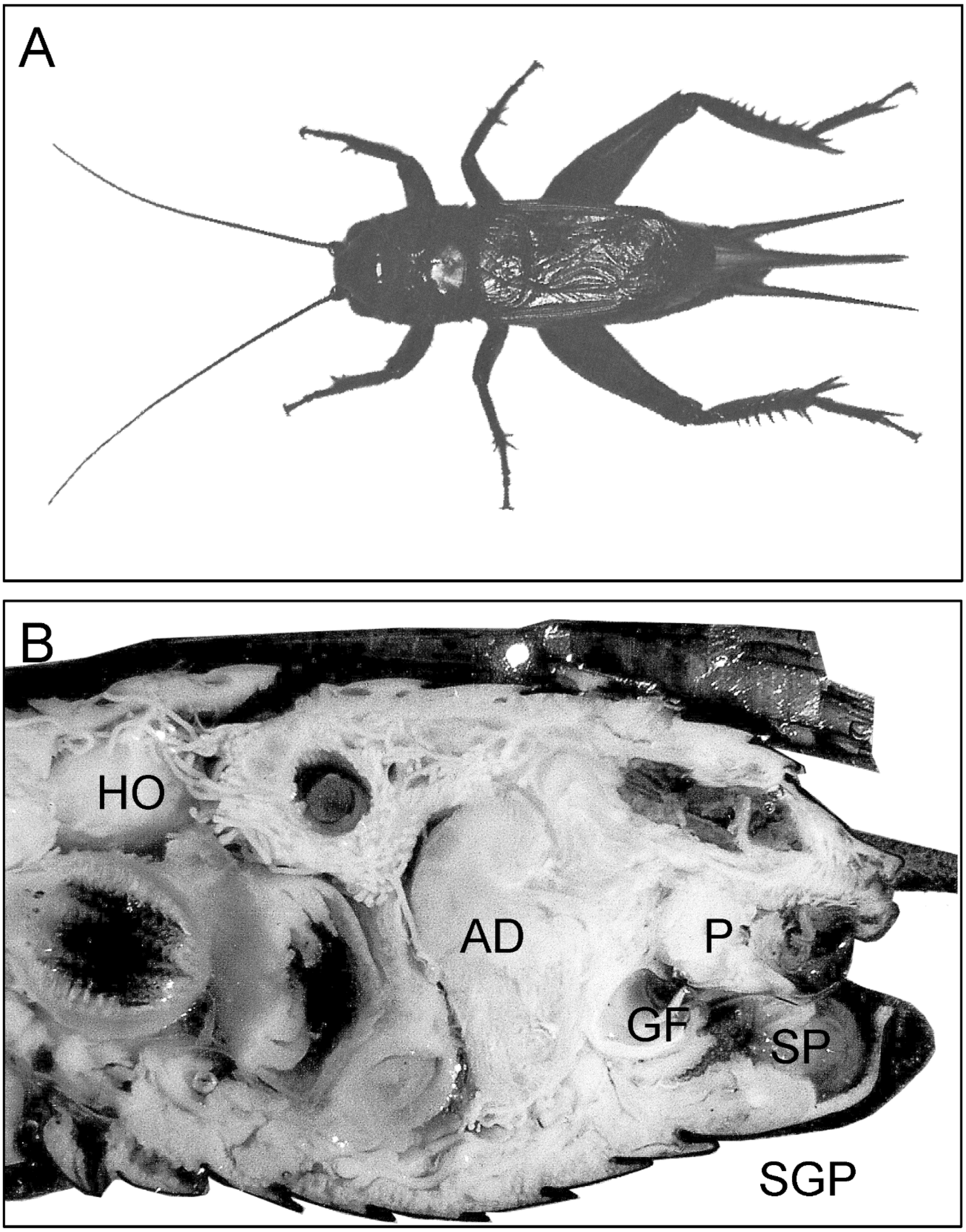


Abb. 2: (A) Männchen der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* (Dorsalsicht); (B) Medianschnitt durch das mit Alkohol fixierte Abdomen des Männchens (AD = akzessorische Drüse, GF = Gussform der Spermatophore, HO = Hoden, P = Penis, SP = Spermatophore, SGP = Subgenitalplatte).

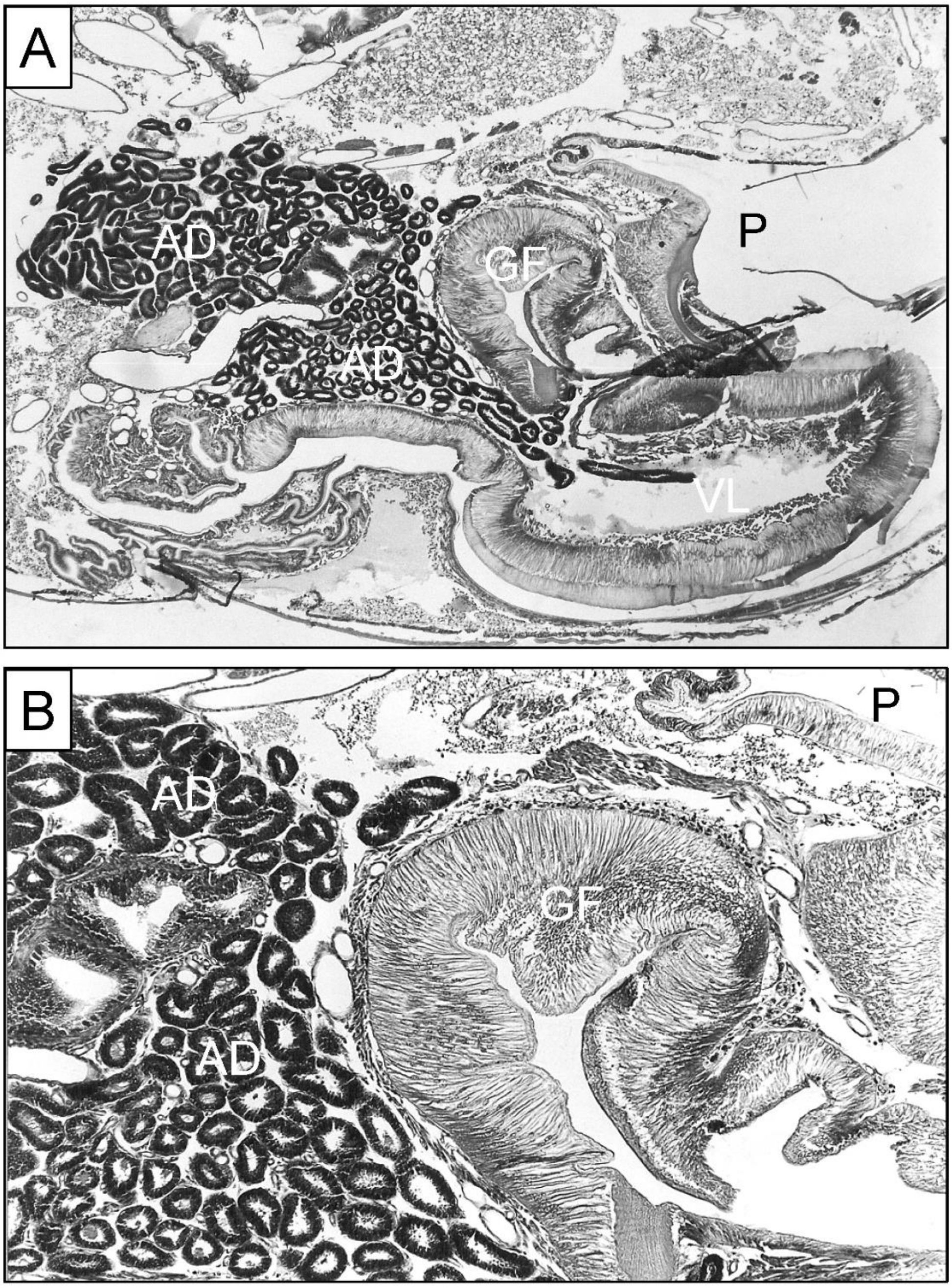


Abb. 3: Lichtmikroskopische Aufnahmen des männlichen Reproduktionstraktes (A: Übersicht, B: Detail) mit deutlicher flächenmäßiger Prominenz der akzessorischen Drüsen (Abkürzungen: siehe Abb. 2).

Resultate der durchlichtmikroskopischen Untersuchung

Anhand der Studie am Durchlichtmikroskop lässt sich eine Entschlüsselung der Internstruktur der männlichen akzessorischen Drüsen vornehmen. Wie auf den Überblicksfotografien der Abb. 3 sehr klar zu erkennen ist, setzen sich die betreffenden Organe aus zahlreichen tubulären Elementen zusammen, welche regellos im Kaudalbereich des Abdomens verstreut sind und in verschiedene abdominale Hohlräume einzudringen vermögen. Die im Durchmesser zwischen 0,05 und 0,2 mm messenden Drüsentubuli weisen laut mikroskopischem Bild kaum Verzweigungen auf und zeichnen sich vielmehr dadurch aus, dass sie je nach

produziertem Sekret über unterschiedlich große Lumina verfügen. Dieser Sachverhalt kommt in den Detailfotografien der Abb. 4 wesentlich deutlicher zum Vorschein. Während seröse Drüseneinheiten ein enges Lumen und einen mehrschichtigen epithelialen Aufbau besitzen, sind muköse Einheiten durch ein weites Lumen und eine stark vereinfachte Konzeption des Epithels (einzelne Zellschicht) charakterisiert. Die epithelialen Zelllagen werden nach außen hin durch eine wenige µm dicke Basallamina geschützt. In einzelnen Hohlräumen der tubulären Strukturen sind teilweise noch Reste des dünnflüssigen beziehungsweise viskösen Sekrets erkennbar, welche im Zuge des Fixierungsprozesses eine entsprechende Konservierung erfahren haben.

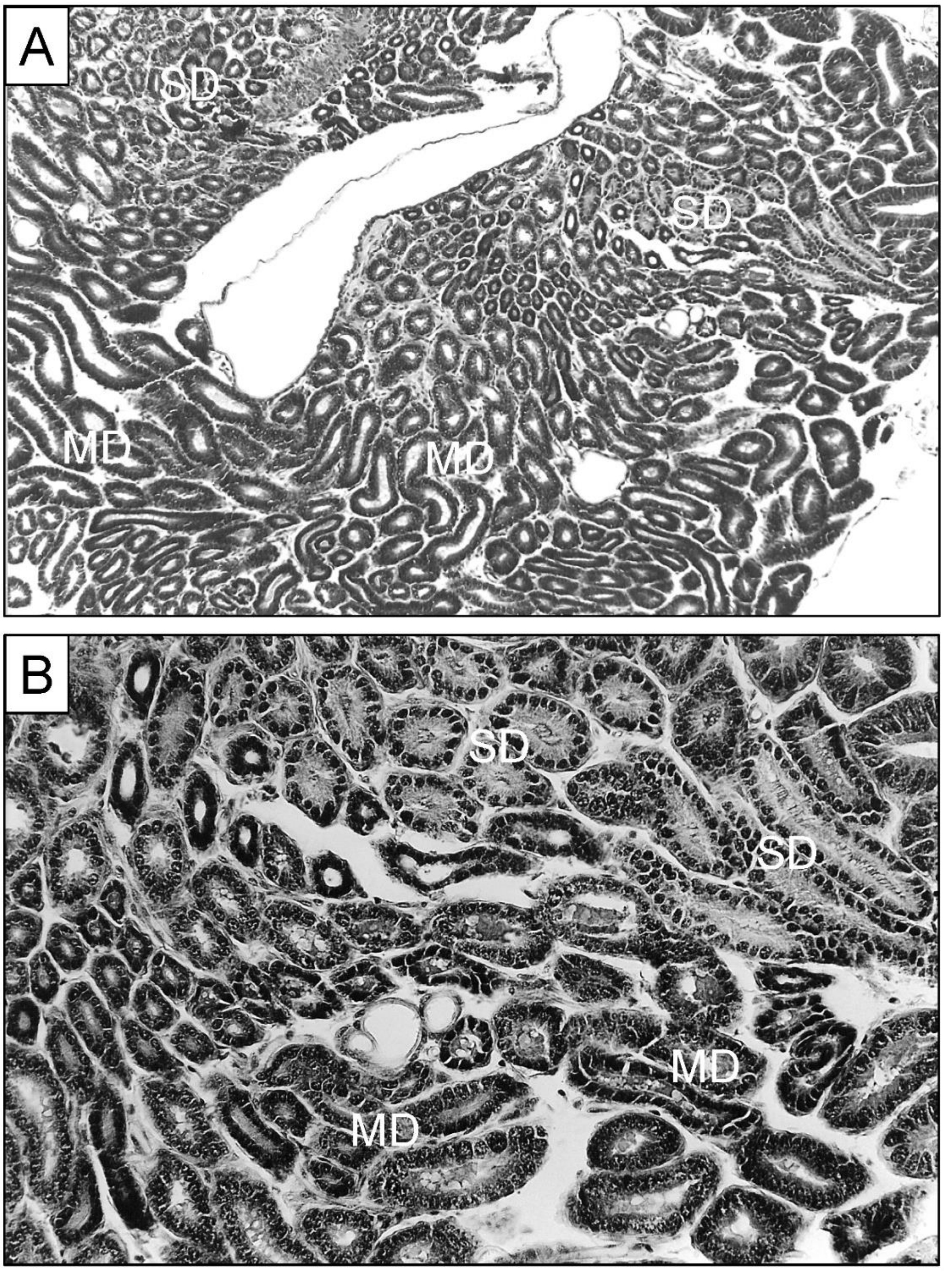


Abb. 4: Detaildarstellungen der männlichen akzessorischen Drüsen (A: Tubuli im Bereich der Gussform, B: Tubuli im Bereich des Ductus ejaculatorius) mit eng- und weitlumigen Strukturen (MD = muköse Drüsenregion, SD = seröse Drüsenregion).

Diskussion und Schlussfolgerungen

Wie bereits in zahlreichen Studien der Vergangenheit festgehalten werden konnte, stellen die akzessorischen Drüsen von Grillenmännchen relativ komplexe multi-tubuläre Strukturen dar, welche die Baustoffe für die Spermatophore liefern. Unter den Grillenspezies liegt in Bezug auf äußere Gestalt und innere Morphologie des Organs lediglich eine geringfügige Variation vor (MANN 1984, CHAPMAN 1998, STURM 2003a, 2003b, 2006, 2011a, 2011b, 2014). Diese Formkonservativität setzt sich im gesamten männlichen Reproduktionstrakt unterschiedlicher Grillenarten fort, wobei etwa auch die Spermatophoren verschiedener Spezies nach dem gleichen Prinzip aufgebaut sind und kaum artspezifische Merkmale auszubilden vermögen (STURM 2003a, 2003b, 2006, 2011a, 2011b, 2014). Etwas anders sieht die Sache freilich beim weiblichen Reproduktionstrakt aus, in dem sich die akzessorischen Drüsen durch eine wesentlich höhere Formenvielfalt auszeichnen (STURM 2000, 2002a, 2002b, STURM & POHLHAMMER 2000).

Die unterschiedliche Strukturierung der einzelnen Tubuli der männlichen akzessorischen Drüsen führt sehr klar vor Augen, dass für die Produktion der Spermatophore eine Mehrzahl an lipo- und hydrophilen Baustoffen zur Ausscheidung gelangt, welche, der Schichtung der Ampulla entsprechend (STURM 2003a, 2003b, 2011a, 2011b, 2014), zu unterschiedlichen Zeitpunkten in die Gussform entlassen werden. Grundsätzlich dauert die Erzeugung einer Spermatozoenkapsel zwischen 20 min und einigen Stunden, wobei die Männchen nach einer kurzen, unmittelbar auf die Adulthäutung folgenden Maturitätsphase einen Zustand der maximalen physiologischen Aktivität erreichen, der ihnen theoretisch eine Vielzahl an Paarungsprozessen pro Tag erlaubt (MANN 1984, GEWECKE 1995, CHAPMAN 1998, STURM 2003a, 2003b).

Aufgrund ihres signifikanten Volumens innerhalb des Abdomens spielen die akzessorischen Drüsen im Zusammenhang mit dem Energiehaushalt und Nahrungsstoffwechsel der Männchen eine wichtige Rolle. Nur durch die ständige Zufuhr von Protosubstanzen aus der Hämolymphe kann ein dauerhaftes und zuverlässiges Funktionieren der Fortpflanzungsorgane gewährleistet werden. Dies hat beispielsweise zur Folge, dass größere Männchen, welche gegenüber ihren kleineren Konkurrenten einen deutlichen Vorteil in Bezug auf den Nahrungserwerb besitzen, auch zur Herstellung einer höheren Anzahl an Spermatophoren befähigt sind (WHITMAN 2008, STURM 2014). In der Phase der Seneszenz zeigt die Nahrungsaufnahme insgesamt einen deutlichen Rückgang, so dass auch die Reproduktionsaktivität langsam zum Erliegen kommt.

Die in der vorliegenden Studie dargelegten Ergebnisse führen zu dem Schluss, dass die Reproduktionsbiologie und -physiologie bei vielen Orthopteren bereits recht gut verstanden wird. Die mit diesen Forschungsfeldern befasste Wissenschaft vermag jedoch auf manche Fragen noch keine genauen Antworten zu geben. Dies betrifft vor allem die genauen Abläufe von zellulären und molekularen Prozessen, welche in Verbindung mit der für den Fortpflanzungsprozess so essenziellen Bildung von Hilfsstrukturen und -substanzen (Spermatophore, Schmierstoffe) stehen.

Autor
Mag. mult. Dr. Robert Sturm
Brunnleitenweg 41
5061 Elsbethen
Austria
E-Mail: sturm_rob@hotmail.com

Literatur

CHAPMAN, R.F. (1998): The Insects. Structure and Function (4th ed.). - Cambridge University Press, Cambridge; 468 S.

GEWECKE, M. (Hrsg.) (1995): Physiologie der Insekten. - Gustav Fischer, Stuttgart, Jena, New York; 445 S.

MANN, T. (1984): Spermatophores. Development, Structure, Biochemical Attributes and Role in the Transfer of Spermatozoa. - Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo; 298 S.

STURM, R. (1999). Einfluss der Temperatur auf die Eibildung und Entwicklung von *Acheta domesticus* (L.) (Insecta: Orthoptera: Gryllidae). - Linzer biologische Beiträge 31: 731-737.

STURM, R. (2000): Die weiblichen akzessorischen Drüsen der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* Walker (Orthoptera: Gryllidae): Morphologie, Funktion und Entwicklung. - Linzer biologische Beiträge 32: 213-233.

STURM, R. (2002a): Development of the accessory glands in the genital tract of female *Teleogryllus commodus* Walker (Insecta, Orthoptera). - Arthropod Structure& Development 31: 231-241.

STURM, R. (2002b): Morphology and ultrastructure of the female accessory glands in various crickets (Orthoptera, Saltatoria, Gryllidae). - Deutsche Entomologische Zeitschrift 49: 185-195.

STURM, R. (2003a): The spermatophore in the black field cricket *Teleogryllus commodus* (Insecta: Orthoptera: Gryllidae): size, structure and formation. - Entomologische Abhandlungen 61: 227-232.

STURM, R. (2003b): Bau und Bildung der Spermatophore bei der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* Walker (Orthoptera: Gryllidae). - Linzer biologische Beiträge 35 (2): 1119-1129.

STURM, R. (2006): Computermodell zur Simulation der Eiablage des Heimchens *Acheta domesticus* (L., 1758) (Insecta, Ensifera). - Articulata 21 (1): 25-34.

STURM, R. (2008): Eiproduktion und Oviposition bei der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* WALKER, 1869: Experimentelle Ergebnisse und Modellrechnungen (Orthoptera: Ensifera, Gryllidae). - Entomologische Zeitschrift 118: 41-45.

STURM, R. (2011a): Sperm number in the spermatophores of *Teleogryllus commodus* (Gryllidae) and its dependence on intermating interval. - Invertebrate Biology 130: 362-367.

STURM, R. (2011b): Ökophysiologische Studien an ausgewählten Orthopteren: Einfluss der Umgebungstemperatur auf Fortpflanzung und Entwicklung verschiedener Grillenarten. - VDM, Saarbrücken; 115 S.

STURM, R. (2012): Morphology and ultrastructure of the accessory glands in the female genital tract of the house cricket, *Acheta domesticus*. - Journal of Insect Science 12: 99.

STURM, R. (2013): Dependence of spermatophore size and sperm number on body weight in various cricket species (Insecta, Orthoptera). - Linzer biologische Beiträge 45: 2127-2138.

STURM, R. (2014): Comparison of sperm number, spermatophore size, and body size in four cricket species. - Journal of Orthoptera Research 23: 39-47.

STURM, R. & POHLHAMMER, K. (2000): Morphology and development of the female accessory sex glands in the cricket *Teleogryllus commodus* (Saltatoria: Ensifera: Gryllidae). - Invertebrate Reproduction & Development 38: 13-21.

UVAROV, B. (1977): Grasshoppers and Locusts Vol. II. — Centre for Overseas Pest Research, London; 453 S.

WEBER, H. & WEIDNER, H. (1974): Grundriss der Insektenkunde. - Gustav Fischer, Stuttgart; 640 S.

WHITMAN, D.E. (2008): The significance of body size in the Orthoptera: a review. - Journal of Orthoptera Research 17: 117-134.